Atalanta (Mai 1992) **23**(1/2):89-102, Farbtafel III, Würzburg, ISSN 0171-0079

# Die Einwanderung von Colias erate (ESPER, 1804) nach Mitteleuropa in den Jahren 1989 und 1990, ihre Überwinterung, Polymorphismus und Genetik

(Lepidoptera, Pieridae)

von

ZDRAVKO LORKOVIĆ

unter Mitarbeit von STIPAN SILADJEV & RADOVAN KRANJČEV

eingegangen am 14.II.1992

Anfang August und Mitte September 1989 traf beim Autor in Zagreb (Kroatien) eine Sendung mit teils trockenen und teils noch lebenden Exemplaren (vorwiegend ♀♀) der Art *Colias erate* (ESPER, 1804) aus Sonta im Südwesten der Vojvodina (N-Serbien) von Herrn S. SILADJEV ein. Die Begleitinformation dieser Sendung besagte, daß diese Art in der Vojvodina bereits im April in der ersten Generation flog und die zahlreiche Sommerbrut zum Zeitpunkt der Sendung mindestens die zweite Sommergenerationen sei. Von einem der ♀♀ konnte sogar noch eine Eiablage erzielt werden. Zugleich wurde die Vermutung geäußert, daß diese Art bereits im vorausgegangenen Herbst in dieser Region vorhanden gewesen sein muß, da im April Falter beobachtet wurden, die offensichtlich von einer überwinternden Generation stammen mußten.
Aufgrund dieser Information wurde vorgeschlagen, die Drautal-Nachbarschaft westlich von Sonta abzusuchen, was Funde von *erate* an mehreren Orten westlich bis Virovitica ergab, wo die Falter hauptsächlich auf den Luzernefeldern noch Ende September in beträchtlicher Zahl gefunden wurden. Bei diesem Sachverhalt erschien es angebracht, Dr. KRANJČEV in Koprivnica, noch weitere 40 km nordwestlich im Drautal, für die Beobachtung der Falter zu engagieren. Erwartungsgemäß wurden auch dort *erate*-Falter gefunden, insbesondere entlang des rechten Uferdammes der Drau. Unter den vorgefundenen Exemplaren wurde sogar noch am 19.X. ein dunkles ♀ für die Zucht gefangen, das zuerst für eine weiße *C. crocea* gehalten wurde und erst durch seine Nachkommenschaft in seiner wahren Natur identifiziert werden konnte. Durch diese Funde wurde festgestellt, daß diese südrussische, wandernde Art im Herbst des Jahres 1989 im nördlichen Kroatien so weit wie noch nie zuvor vorgedrungen war. Dabei handelte es sich um die zweite, wenn nicht gar um die dritte Sommergeneration. Zur selben Zeit wie aus der Vojvodina und aus Kroatien sind Funde dieser Art aus ganz Ungarn bis zur Slowakei und aus Mähren gemeldet worden.

## Die Frage der Überwinterungsweise von *Colias erate*

Es entspricht der allgemeinen Überzeugung, daß der Grund für diese außergewöhnliche Ausbreitung von *C. erate* in dem ausnahmsweise milden Winter 1988/89 liegen muß, in

welchem diese südrussische Steppenart den Winter zu ertragen fähig war. Deswegen wurde die Aufmerksamkeit mit Neugier auf den bevorstehenden Winter 1989/90 gerichtet. Tatsächlich wiederholte sich zum zweiten Mal ein außergewöhnlich warmer Winter. Obwohl in Zagreb auch Temperaturen von −10°C gemessen wurden, war der 18.XII. mit +21,5°C der wärmste Wintertag seit 130 Jahren, d.h. seit Bestehen der meteorologischen Beobachtungsstation in dieser Stadt, und ab Mitte Januar gab es fast keinen bemerkenswerten Frosttag mehr.

So war es auch kein Wunder, daß im Frühjahr 1990 aus der Vojvodina die Nachricht mit Belegen eintraf, daß die ersten *Colias erate* bereits vor dem letzten Märzdrittel am 19.III. zu fliegen anfingen und am 23. und 24.III. regelmäßig anzutreffen waren. Diese Beobachtungen sind dem Einsatz von Herrn SILADJEV zu verdanken, der jeden einigermaßen geeigneten Tag nutzte, ins Feld zu gehen. Auf diese Weise konnte er feststellen, daß es zur Zeit der ersten *erate*-Flüge eine zeitlang weder *C. hyale* noch *C. crocea* gab. Diese beiden Arten traten erst fast einen Monat später, d.h. Mitte April, auf.

Auch bei Koprivnica, weiter nordwestlich, waren einzelne bereits abgeflogene *erate*-♂♂ noch vor dem Flug von *hyale* im Mai zu sehen – alles setzte beträchtlich später ein oder wurde vorher nicht bemerkt. (Es muß hervorgehoben werden, daß *C. erate* in Kroatien nur im Drautal gefunden wurde, nicht jedoch in dem von Ost nach West parallel mit dem Drautal verlaufenden Savetal, wo die Art bei Zagreb nicht hätte übersehen werden können, da gerade das Saveufer seit 60 Jahren mindestens zweimal monatlich abgesucht wird.)

Demnach hat *C. erate* nochmals einen ausnehmend milden Winter überstanden, aber unter Umständen und Eigentümlichkeiten, die bislang von niemanden ausdrücklich verzeichnet worden sind. Es handelt sich dabei um:

1. Die Frühjahrsgeneration, d.h. die überwinterten Tiere von *erate*, erscheinen mindestens drei Wochen vor der Frühjahrsgeneration von *C. hyale*, die mit *C. alfacariensis* und *C. myrmidone* zusammen als regelmäßiger Raupenüberwinterer gilt.

2. Die Frühjahrsfalter von *hyale* unterscheiden sich nur unwesentlich von den Faltern ihrer Sommergeneration bzw. die spätesten Tiere der Frühjahrsgeneration unterscheiden sich kaum von den frühesten Sommerfaltern, da ihre sensible Puppenphase unter annähernd denselben Temperatureinflüssen abläuft.

Bei *C. erate* ist diese Beziehung ganz anders: a) wie aus der Farbtafel IIIa, Fig. 1-4 deutlich ersichtlich ist, sind die *erate*-Falter der verfrühten Frühjahrsgeneration beträchtlich kleiner als die Sommertiere (Farbtafel IIIa, Fig. 5); b) der dunkle Rand ist derart schmäler, daß der hintere Teil des Innenrandes verschwindet; c) es treten im schwarzen Rand öfters gelbe Adernstriche oder gar gelbe Flecken auf, wodurch solche Stücke stark an *C. hyale* erinnern können. Bei den orangegelben Exemplaren fehlt gar ganz die hintere Hälfte des dunklen Innenrandes. Daß die Hinterflügel der Frühjahrsfalter dunkler sind, ist zwar eine allgemeine Eigenschaft der *Colias*-Arten, jedoch tritt dies bei *erate* besonders stark in Erscheinung.

Auch die übrigen vier, hier nicht abgebildeten Stücke dieser uns freundlicherweise zugesandten Serie gleichen den drei zitronengelben abgebildeten Stücken. Das einzige ♀ ist etwas größer und auch heller als die Sommertiere.

Dasselbe, was die Vojvodina-Falter der überwinterten Generation auszeichnet, gilt auch für die Frühjahrstiere aus dem Drautal bei Koprivnica, nur sind die Stücke von Anfang Mai

stärker abgeflogen, weswegen von ihnen keine Abbildung angefertigt wurde. Bei diesen Tieren ist außerdem der Diskoidal-Fleck kleiner und manchmal verschwommen.

3. Solche Veränderungen der Faltergröße und ihrer Flügelzeichnungen kommen bei *C. crocea* vor, deren Raupen und Puppen unter anormal tiefen Temperaturen von 5-9°C gezüchtet wurden, und sie kommen in der Natur z.T. auch unter den ersten Faltern der Frühjahrs- oder gar der Wintergeneration im Mediterraneum vor, wo diese Art ausschließlich überwintern kann. Bei dieser Art gibt es nämlich in keiner ihrer Entwicklungsstadien eine Winterpause (Diapause) und deswegen gehen die Tiere in den nördlichen Gegenden Europas während des Winters zugrunde (LORKOVIĆ, 1932). Die übrigen *Colias*-Arten überwintern im zweiten oder dritten Raupenstadium, in welchem Zustand sie die niedrigsten Temperaturen aushalten können.

Es scheint, daß, ähnlich wie bei *C. crocea*, auch *C. erate* keine richtige winterliche Ruhepause durchmacht. Für diese Annahme sprechen Zuchten, die im Winter 1989/90 in Zagreb ausgeführt wurden. Bis zur 1. Häutung Ende IX, Anfang X benahmen sich die jungen Raupen normal, aber am Tag nach der Häutung bzw. im 2. Raupenstadium – bei Temperaturen zwischen 20°C und 26°C und Sonnenschein sind die Raupen unruhig geworden. Sie verliessen ihre Ruheplätze an der Mittelrippe des Luzerne-Blättchens, krochen umher und wurden manchmal an dürren Pflanzenteilen gefunden. Andere wiederum erreichten die obersten schmalen, an den Pflanzenstengel anliegenden Ausläufer, an welchen sie auch beim Fressen gefunden worden waren. Es schien, als ob es sich um eine einsetzende Diapause handelt, um so mehr, als sich nachher die Zahl der sichtbaren Räupchen etwas vermindert hatte und die übrigen sich irgendwo versteckt hatten. Doch diese Periode der Unruhe hatte fast keien Einfluß auf die Dauer des 2. Stadiums, da die folgende Häutung kaum später als sonst eintrat. Da wegen der Vererbungsanalyse der künftigen Falter eine größere Individuenzahl erwünscht war, wurden die Raupen der Sonnenwärme ausgesetzt, wodurch die vermutlich einsetzende Ruheperiode unterbrochen war. Von Mitte Oktober bis Anfang April wurden vier Generationen erzielt, denen bis September noch drei weitere folgten.

Diese warm gehaltene Zucht soll mit einer weiteren, die in einem in einem Garten in Koprivnica stehenden Käfig durchgeführt wurde, verglichen werden. Vier ganz junge *erate*-Räupchen hileten hier bei Novembertemperaturen bis −14°C aus. Mitte März begannen sie zu fressen und später war das Puppenstadium fast erreicht. Drei Raupen konnten allerdings später nicht gefunden werden, so daß nur eine zur Verpuppung kam und im Mai 1991 eine weibliche zitronengelbe *erate* erfab. Es ist aber kennzeichnend, daß in diesem Jahr (1991) keine *C. erate* in der freien Natur bei Koprivnica gefunden werden konnte – der Winter war zu kalt und auch etwas schneereicher als die beiden vorhergehenden. Allerdings mußten im erwähnten Käfig geeignetere Verhältnisse als in der freien Natur bestanden haben, die die Überwinterung der wärmebedürftigen *C. erate* ermöglichten.

Einer brieflichen Mitteilung STIOVAS gemäß soll diese Art im südlichen Mähren im Mai 1991 gesichtet worden sein, was auf eine Überwinterung schließen läßt. Ob dasselbe auch für die Vojvodina zutrifft, konnte wegen des Krieges in Kroatien nicht ermittelt werden.

Das Sonta-*erate*-Syndrom des frühzeitigen Erscheinens der ungewöhnlich gefärbten Frühjahrsfalter bedarf deswegen voller Aufmerksamkeit und auch weiterhin einer ernsten Erforschung.

Als das Manuskript schon druckfertig war, stieß der Autor dank Dr. EITSCHBERGER auf eine Artikel von TSCHIKOLOWEZ (1991) über die Tagfalter von Usbekistan, in dem die Flugzeit von *C. erate* in den Monaten II-XI als gleich derjenigen von *Pieris rapae* erwähnt wird. Nach diesem Bericht erscheint der Raupenüberwinterer *Colias erate* zur gleichen Zeit mit dem Puppenüberwinterer *Pieris* bzw. anderthalb Monate zu früh im Vergleich zu der normalen *Colias*-Flugzeit, was nur mit der Verkürzung des Raupenstadiums erklärt werden kann. Das Sonta-Syndrom scheint somit auch für Usbekistan zu gelten: Die verkürzte Diapause – oder die durch eine kürzere Kälteperiode etwas verlängerte, diapausenlose Entwicklung der Raupen – weicht von der Regel für die übrigen *Colias*-Arten ab, gleicht jedoch derjenigen von *C. crocea*. In Usbekistan kommt *crocea* nicht vor.

## Die Generationenfolge im südlichen Rumänien

Die bisher erwähnten Ergebnisse und Erkenntnisse über das frühzeitige Auftreten der Frühjahrsfalter von *C. erate* und über ihr Aussehen in der Vojvodina und in Kroatien stehen mit den spärlichen Angaben zur Generationenfolge bei POPESCU-GORJ (1978) nicht im Einklang. Der Autor erwähnt 7 ♂♂ und 2 ♀♀ vom 2.-4.VII.1972 aus Periprava (foret Letea) als 1. Gen., je ein Stück vom 26.VI.1974 und sogar vom 27.VII.1972 von Comana (südwestlich von Bukarest) und zuletzt ein ♀ vom 19.V.19.. aus Suceava etwa 360 km nördlich von Comana. Wenn es sich bei dem letztgenannten weiblichen Falter wegen der nördlichen Lage noch um die 1. Gen. handeln kann, so ist dies für die Daten von Ende Juni bis Ende Juli in der südlichen Walachei Rumäniens, 100 km südlicher als Sonta in der Vojvodina, selbst in kältesten Jahren ausgeschlossen. Diesem Einwand entsprechen die Angaben POPESCU-GORJ's für die 2. Gen. bei Pasarea (nördlich Bukarest), wo die Sommerbrut zwischen dem 26.VI. und 10.IX. hauptsächlich während des Monats August fliegt (das darunter angeführte Datum 28.IV.1971 wird wohl ein Druckfehler sein). Es werden bei diesen Angaben keine Besonderheiten im Aussehen der ersten Generation erwähnt, wie man dies nach den oben genannten Verhältnissen der Frühjahrsfalter aus der Vojvodina und aus Kroatien erwarten sollte. Es ist deswegen anzunehmen, daß es sich bei den von POPESCU-GORJ erwähnten Tieren nicht um die erste und die zweite Generation, sondern um die erste und zweite, bzw. dritte Sommerbrut handelt. In der Vojvodina erschienen im Jahre 1990 die ersten Sommerfalter schon Ende Mai und im Juni, in Koprivnica frische ♂♂ und ein ♀ der Sommerbrut am 16.VI.1990 zusammen mit einem ganz abgeflogenen *hyale*-Frühjahrs-♂ und einem ebenso abgeflogenen weißen *crocea*-♀ (Einwanderer aus dem Süden?). Es ist daher möglich, daß in der Vojvodina und wahrscheinlich auch in Kroatien in dem sehr trockenen Sommer des Jahres 1990 vier Generationen von *C. erate* zustande kamen.

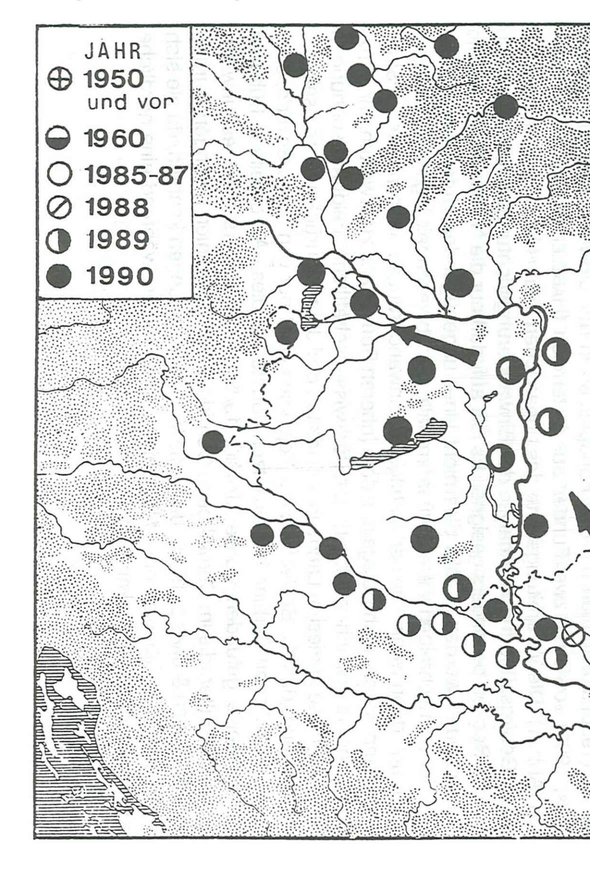
Auch STIOVA (1991) macht keine Bemerkung in Bezug auf das Aussehen der Frühjahrstiere in der Slowakei, die nach seinen Angaben vom ersten Mai-Drittel bis Mitte Juni 1990 flogen, was der nördlicheren Lage entsprechen würde. Die erste Sommergeneration erschien danach im zweiten Juli-Drittel und die zweite Sommergeneration flog bis Ende Oktober.

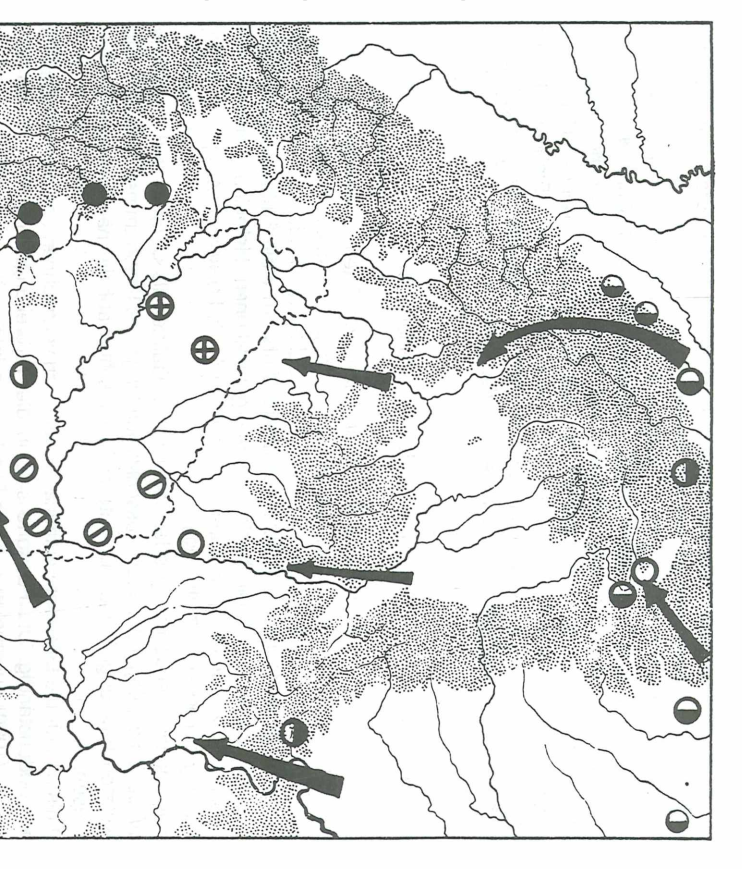
Nach allem Dargelegten wäre es notwendig, das zeitliche Erscheinen und das Aussehen von *C. erate* mit den Temperaturen der entsprechenden Jahre und den geographischen Breiten zu vergleichen, um eine genauere Vorstellung ihrer Zusammenhänge zu gewinnen.

Außer den milden Wintern muß die massenhafte Ausbreitung von *C. erate* auch auf die sommerliche Dürre zurückgeführt werden, die im Jahre 1990 so verheerend war, daß die Ernte in den getreidereichsten Teilen der Vojvodina und dem nördlichen Kroatien insbesondere beim Maisanbau auf die Hälfte und gebietsweise sogar auf ein Drittel des üblichen Ertrages reduziert wurde. Nicht nur im Sommer dieses Jahres, sondern schon im ersten Frühjahr gab es so wenige und seltene Niederschläge, daß ein guter Teil der früherscheinenden weiblichen Falter stundenlang umsonst nach Nahrung und Eiablagepflanzen suchte. Daß solche ökologischen Veränderungen auf eine wandernde Steppenart besonders migratorisch anregend wirken mußten, liegt auf der Hand.

## Das Vorkommen von *C. erate* in Kroatien und den Nachbarländern

In den Jahren 1989 und 1990 wurde diese Art an folgenden Orten in Kroatien gefunden (angeführt von Ost nach West): Dalj, Erdut, Osijek, Valpovo, Našice, Doljnji Miholjak, Podravska Slatina, Virovitica (SILADJEV, 29.IX.1989), Gabajeva Greda, Gotalovo (10 km nördlich Koprivnica, R. KRANJČEV, Z. LORKOVIĆ) Ende IV und im V die Frühjahrsgeneration, 16.VI. bis gegen Ende X.1990 die beiden Sommergenerationen, Hrženice, Samovec bei Varaždin 10.VIII. = 2. Sommergeneration (GJURAŠIN, KUČINIĆ, LORKOVIĆ), Zmajevac, Gajic, Topolje (Baranja Stj. Krčmar) 7.VIII.1990.
Die Art war überall ebenso häufig oder sogar noch häufiger als *C. hyale* und *C. crocea* bzw. *C. alfacariensis*, flog jedoch fast ausschließlich längs des Draudammes in beiden entgegengesetzten Richtungen und entfernte sich nur selten auf die nächstliegenden Niederungswiesen.
Die Art ist als neu für die Lepidopterenfauna Kroatiens zu verzeichnen und war mindestens zwei Jahre bodenständig. Die Fundorte sind in die Verbreitungskarte für *C. erate* aus HREBLAY et al. (1990) zusammen mit den Fundplätzen in der Slowakei und aus Mähren (nach STIOVA, 1991) sowie mit zwei Funden aus Österreich (HABELER & HELLMANN, 1991) eingetragen (Abb. 1). Die Verbreitungskarte des ungarischen Teams ist wegen der präzise eingetragenen Gebirgszüge für die Analyse der Einwanderungsrichtungen von *C. erate* in das Panonische Becken besonders geeignet. Es fällt auf, daß nur die Niederungen und die Gebirgstäler besiedelt wurden   falls dies nicht einer ungenügenden Untersuchung der gebirgigen Teile zuzuschreiben wäre. Außerdem fällt die Abwesenheit jeglicher Angaben aus Rumänien auf, denn wenn eine der wichtigsten Einwanderungspforten im oberen Sirettal liegen soll, dann wären auch Belege aus dem Inneren Rumäniens zu erwarten. Ihr gänzliches Fehlen könnte jedoch auch auf die für wissenschaftliche Felduntersuchungen ungünstigen Ereignisse in diesem Lande in den letzten drei Jahren zurückzuführen sein.
Es sei noch vermerkt, daß die Besiedlung der Vojvodina nicht nur von Turnu Severin, sondern auch vom nördlichen Serbien her einsetzen konnte, da diese Art bereits in früheren Jahren dort zeitweise gefunden wurde (JAKŠIĆ, 1988). Indessen erscheint es unwahrscheinlich, daß die Falter, die im Drimtal beim Ochridsee in Mazedonien gefangen wurden (WEISS, 1975; SCHAIDER & JAKŠIĆ, 1989), bis in die Vojvodina gelangen könnten, da sie sich wohl vorher irgendwo in Albanien oder Metochia verloren hätten, während eine nördliche Wanderung von *C. erate* nicht bekannt ist.


JAHR
1950
und vor
1960
1985-87
1988
1989
1990



## Die präimaginalen Stadien

In dieser Arbeit wird auf eine morphologische Beschreibung der bereits gut bekannten Flügelmerkmale von *C. erate* verzichtet. Es ist bloß hervorzuheben, daß die makroskopischen Merkmale der Raupen in acht verschiedenen Zuchten und deren Nachfolgezuchten – sowohl aus Sonta als auch aus Koprivnica nicht von denen der *crocea*-Raupen zu unterscheiden sind. Nur bei den Raupen von *C. hyale* ist die Behaarung etwas gröber, so daß diese mit bloßem Auge von *erate* und *crocea* meistens zu unterscheiden sind. Desto nennenswerter ist deshalb ein Bericht von Z. STUCHLIK (V. STERBA, in litt. 1989), nach welchem die Raupen einer *erate*-Zucht von Brünn (Mähren) auf jedem Segment zwei dunkle, rechteckige Flecken von der Größe derjenigen von *C. alfacariensis* tragen, jedoch ohne die zwei charakteristischen gelben Längslinien dieser Art. Auf einer Aufnahme erinnern diese Raupen an einige F1-Raupen der Kreuzung *C. hyale* x *C. alfacariensis* (LORKOVIĆ, 1989). Die Untersuchung der drei zugesandten bdomenspitzen der Falter dieser Zucht zeigte, daß es sich um eine seltene Variation der Raupenfärbung von *C. erate* handelt, da die Valvenform gänzlich dieser Art entspricht (vgl. Abb. 2), wobei die Dominanz nicht in Betracht kommt, da diese Körperteile bei Artkreuzungen intermediären Charakter zeigen.

## Der Polymorphismus von *Colias erate*

Den ungewöhnlichen Reichtum an verschiedenen Färbungs- und Zeichnungsformen hat ALBERTI (1943, 1944, 1953) als erster eingehend und kritisch besprochen. Aufgrund genauen Vergleiches des räumlichen und zeitlichen Vorkommens von *C. erate* und *C. crocea* in Südrußland während des Jahres 1943 hielt ALBERTI die Kreuzung der beiden Arten für unwahrscheinlich, so sehr die Formen *chrysodona* und *chryseis* auch zu einer solchen Annahme verführen mögen. Diese beiden Formen weisen nämlich die für *C. erate* typische, von *C. crocea* völlig verschiedene Valvenform auf, wodurch auch ihre Hybride von beiden Arten zu unterscheiden wären. Deswegen ist es nicht notwendig, Genitalpräparate anzufertigen, sondern es genügt, lediglich die Haarschuppen von den Valven leicht abzupinseln, wodurch ihre Form sofort erkennbar wird (Abb. 2). Diese Beschreibung scheint STIOVA (1991) jedoch nicht bekannt gewesen zu sein.
Die Schlüsse ALBERTIS konnten vom Autor dieser Arbeit auch experimentell bekräftigt werden: Das ♀ von *C. erate* verweigert nämlich hartnäckig den andauernden Anflug des ♂ von *C. crocea*, so daß erst durch Anwendung der semiartifiziellen (gyanästhesische LORKOVIĆ, in FRIEDERICHS, 1975) Paarungsmethode eine Kreuzpaarung erreicht werden konnte. Dies zeigt, daß zwischen den beiden Arten eine geschlechtliche Barriere besteht, die eine natürliche Kreuzung beider Arten ausschließt. Allerdings ist zu erwähnen, daß wegen des Fehlens unbegatteter *crocea*-♀♀ die reziproke Paarung nicht versucht werden

Abb. 1: Die Etappenfolge der Fundplätze von *Colias erate* ESPER in Ungarn, Kroatien, Vojvodina, Slowakei und Rumänien, eingetragen in die Karte aus HREBLAY et al. (1990). Die Zeichen der neu eingetragenen Angaben sind etwas kleiner. Über die Zeichen für die Einwanderungsrichtung siehe im Text.

konnte. Nach den Erfahrungen mit *C. hyale* x *C. alfacariensis* (LORKOVIC, 1989) dürfte aber der Versuch auch nicht anders ausfallen.

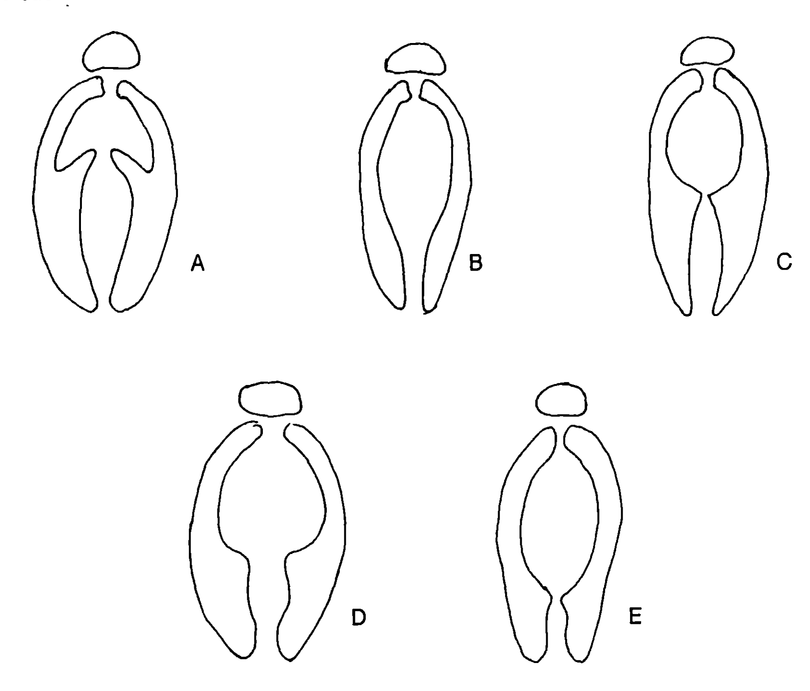



Abb. 2: Ansicht der Valven des abgeschuppten Abdomenendes von *C. hyale* (A), *C. crocea* (B) und *C. erate* (C), sowie der F1-Hybride von *C. crocea* ♀ x *C. hyale* ♂ (D) und *C. erate* ♀ x *C. crocea* ♂ (E). Die Hybride sind variabler als die reinen Arten.

Was jedoch dem Erscheinen der orangefarbenen *erate* als Folge einer Kreuzung mit *crocea* nicht widersprechen sollte, ist die außerordentlich hohe Fruchtbarkeit der F1-Hybrid-♀♀, eine völlig unbekannte Erscheinung unter den interspezifischen Hybridisationen. Gewöhnlich sind nämlich die F1-Hybrid-♂♂ mindestens teilweise fruchtbar, während die ♀♀ diejenigen sind, die ihrem heterogametischen Zustand entsprechend völlig unfruchtbar bleiben. Im Falle von *C. erate* x *C. crocea* scheint das Gegenteil davon zuzutreffen. Die Rückkreuzung der F1-♀♀ ergab nämlich normale Eizahl, Fruchtbarkeit, Raupen- und Puppenentwicklung bis zur Imago. Auch die nachfolgenden vier Imbridgenerationen dieser Rückkreuzungstiere weichen nicht von dem für Zuchten üblichen allmählichen Rückgang der Fruchtbarkeit ab. Nach sieben Monaten hat eine fruchtbare Rückkreuzung mit einem *erate*-♂ dann wieder normal stattgefunden.
Hingegen blieb bei einer der drei schwierig erreichten künstlichen Paarungen mit F1-♂♂ die Bildung der Spermatophore aus, während bei den zwei übrigen der Inhalt der Spermatophore nicht ausgeleert wurde, wodurch die Besamung ausblieb.

Ein weiterer Umstand, der eine Kreuzung nicht ganz auszuschließen scheint, ist der etwas hellere Ton der orangefarbenen "*chrysodona*" *erate*-♂♂ und ♀♀, der genau dem intermediären Ton der *erate* x *crocea* F1-Hybriden entspricht, d.h. die orangefarbenen *erate* sind stets etwas heller orange als *crocea*. Sollten jedoch die orangefarbenen *erate* aus der Kreuzung mit *crocea* stammen, dann wären auch normal orangefarbene *erate*-Falter infolge der Segregation zu erwarten gewesen. In einer Zucht der erwähnten Tiere aus der Vojvodina ist bei einer Brut von fünf hellorangen ♂♂ immerhin ein ♂ dunkelorange gewesen, und zwar mit der typischen *erate*-Valvenform, es konnte sich demnach keineswegs um ein mit dem Futter eingetragenes *crocea*-Findelkind handeln, das dann zudem mit einem weißen *erate*-♀ erfolgreich normal kopulierte.
Anhand des Geschilderten darf die Möglichkeit einer Hybridisierung von *C. erate* und *C. crocea* doch nicht ganz von der Hand gewiesen werden.
Es ist zusätzlich zu erwähnen, daß vor Jahren (LORKOVIĆ, 1986) eine künstliche Paarung *C. crocea* ♀ x *C. hyale* ♂ eine große Anzahl männlicher Nachkommen ergab, die fast keine Merkmale von *C. hyale* hatten, was in LORKOVIĆ (1990:pl. 1, fig. 3) klar ersichtlich ist. Die Valvenform dieser Hybrid-♂♂ erinnert jedoch stark an diejenige von *C. erate*, als ob in der vergangenheit Kreuzungen zwischen reproduktiv nicht vollends getrennten Populationen vorgekommen sein könnten.

## Zur Genetik des Polymorphismus von *C. erate*

Ohne näher auf die in Zagreb und Koprivnica auf breiter Basis durchgeführten Kreuzungsversuche zwischen den *erate*-Morphen einzugehen, soll hier lediglich das Wichtigste über die Farben-Vererbung der Kreuzungsformen dargestellt werden:

1. Das Weiß <u>W</u> (der ♀♀) ist dominant über das Orange und Zitron und äußert sich deswegen auch heterozygot.
2. Das Orange <u>o</u> ist unvollständig dominant über das Zitron und kann ebenso auch heterozygot auftreten.
3. Das Zitron <u>c</u> ist rezessiv zum Orange und zum Weiß und kann beim ♀♀ nur homozygot phänotypisch realisiert werden. Zitronengelbe ♂♂ können hingegen auch heterozygot sein, wie weiter unten gezeigt wird. Dasselbe gilt auch für das Gelb von *C. hyale* gegenüber dem Orange von *C. crocea* (LORKOVIĆ, 1986).

Die ♂♂ können niemals weiß sein, mögen sie für Weiß auch homozygot sein, da die Vererbung der ♂♂ geschlechtskontrolliert verläuft und daher nur das Orange oder das Gelb ausgedrückt werden können, wie dies bisher für *C. crocea* (LORKOVIĆ & HERMANN, 1958 und 1961; ausführlich besprochen in ROBINSON, 1971) wie auch für alle übrigen *Colias*-Arten – soweit bekannt – gilt.
Aufgrund der bisherigen Ergebnisse unserer Kreuzungsversuche können in einer Brut von *C. erate* alle Färbungsmorphen vorkommen, wie dies der Ausschnitt einer Aufnahme der Zucht Nr. 1 (Farbtafel IIIb) darstellt, in der neben 12 zitronengelben und 11 orangefarbenen ♂♂ noch 26 weiße ♀♀ im Verhältnis 1:1:2 erschienen. Bei dieser Brut handelte es sich sehr wahrscheinlich um einen heterozygoten <u>co</u>-Vater und eine homozygote, weiße <u>WW</u>-Mutter. Unter ihren Nachkommen sind die zitronengelben ♂♂ entgegen der Erwartung nicht homozygot <u>cc</u>, sondern heterozygot mit dem Faktor <u>W</u> für Weiß (<u>Wc</u>) gewesen, so

daß wegen der geschlechtskontrollierten Vererbung das Weiß bei den ♂♂ nicht zur Geltung kommen konnte, sondern der nur in einer Dosis vorhandene rezessive c-Faktor als Determinator des Phänotyps wirksam wurde. Dasselbe gilt auch für die orangefarbenen ♂♂ dieser Brut mit dem Genotyp Wo, indem statt zwei rezessiven oo nur der eine tätig war.

Die Deutung der Kreuzung Nr. 4, die ebenso zwischen einer weißen Mutter und einem orangefarbenen Vater stattfand, ist weniger einfach. Bei ihrer Nachkommenschaft kamen neben weißen auch orangefarbene ♀♀ vor, während sämtliche ♂♂ orangefarben waren, jedoch vermutlich zu drei verschiedenen Genotypen gehörten: 1 WW 2 Wo 1 oo. Es fragt sich hier, aus welchem Grund der männliche Genotyp WW die orange Farbe bei *erate* bewirkt.

Nämlich, wenn dies bei *C. crocea* auch verständlich ist – da bei dieser Art beim männlichen Geschlecht keine andere Färbung vorkommen kann – so verhält es sich bei *C. erate*, bei der neben den orangefarbenen die zitronengelben Falter sogar vorwiegend vorkommen, nicht so einfach; was entscheidet im Falle des männlichen WW-Genotyps die Wahl zwischen der orangen oder der gelben Farbe der ♂♂, wenn in einer solchen Brut sowohl orangefarbene als auch zitronengelbe ♀♀ vorkommen?

Es ist noch zu erwähnen, daß die Ergebnisse zweier unserer Kreuzungsversuche z.T. nicht durch die einfache monogene Vererbung genetisch erklärt werden konnten, da die geringe Zahl der Nachkommenschaft keine sichere Beurteilung zuließ. Als weiteres Hindernis gegen gezielte Kreuzungen ist die rasch abklingende Paarungsbereitschaft der ♂♂ anzusehen, die wohl auf eine an frischem Blütensaft arme Ernährung zuruckzuführen wäre.

Die besprochene Unterschiedlichkeit der Färbung hängt von den Allelen eines einzigen autosomalen Gens ab, die sich gegenseitig phänotypisch diskontinuiert zu Morphen ausprägen, wodurch sich solcher Färbungspolymorphismus von der kontinuierlichen, polygen bedingten Variabilität – den Aberrationen – unterscheidet. Zu dieser letzterwähnten, kontinuierlichen Variationsrichtung gehört bei *Colias* die Variabilität der dunklen Zeichnung bzw. des Umfangs der gelben Flecken innerhalb des schwarzen Randes bei den *erate*-♂♂ in einer Weise, die alle Übergänge von ganz geringer Fleckung bis zu der den ♀♀ sehr ähnlichen männlicher Form *poliographus* MOTSCHULSKY, 1860 (*sareptensis* STAUDINGER, 1871; *hyaloides* GRUM-GRSHIMAILO, 1890) vorkommen läßt. Dies ist die einzige *erate*-Form, die in Japan die Art als Subspezies vertritt (SHIROZU, 1960 und 1963).

## Die geographische Verbreitung des Polymorphismus von *C. erate* im Invasionsgebiet

Erst in den letzten beiden Einwanderungsjahren der *C. erate* konnte die große Verschiedenheit im Vorkommen einzelner Formen (Morphen) an den verschiedenen Lokalitäten genauer verzeichnet werden. STIOVA (1991) bringt eine gute Übersicht dieser Lokalitäten aufgrund von mehr als 400 Exemplaren aus der Tschechoslowakei, die hier in etwas veränderter Form wiedergegeben und zusätzlich durch Ergebnisse aus der Vojvodina ergänzt wird (Abb. 1). Die Ergebnisse aus Podravina in Kroatien sind nicht eingetragen, da aus ökologischen Gründen zu wenig Falter aufbewahrt werden konnten.

Tabelle 1: Die prozentuale Verteilung einzelner Morphen und Zeichnungsformen von *Colias erate* ESPER vom Schwarzen Meer bis zur nördlichen Tschechoslowakei; vorwiegend nach Angaben von STIOVA (1991) und SILADJEV (1989, 1990). N = Anzahl der Individuen.

| Lokalität | | Varna | | Sonta | | Lučenec | | Novy Jičin | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| Form | N = | 32 | 12 | 70 | 27 | 186 | 96 | 169 | 54 |
| 1. Zitron ♂, ♀ *erate* t. | | 82 | 61 | 85 | 19 | 37 | 25 | 51 | 9 |
| 2. Orange ♂, ♀ (*chrysodona*) | | 3 | 7 | 13 | 7 | 45 | 13 | 39 | 14 |
| 3. Weiß - ♀ *erate* ♀ | | | 32 | | 74 | | 45 | | 74 |
| 4. *poliographus* (*hyloides*) | | 15 | | 2 | | 13 | | 7 | |
| 5. *chryseis* | | | | | | 6 | 3 | 3 | |
| 6. *chrysopallida* ♀ | | | | | | | 9 | | 3 |
| 7. *conjuncta* | | | | | | | 6 | | |

Die Namen der ersten drei Merkmale in der Tabelle beziehen sich auf zitronengelbe und orangefarbene ♂♂ und ♀♀ sowie auch auf weiße *erate*-♀♀, für deren Genanalyse keine besondere Benennung notwendig ist. Dies gilt besonders für die weiße Färbung der ♀♀, die bei allen Arten der Gattung *Colias* auf einem dominanten Gen für Weiß beruht, so daß es unnötig ist, die weiße Form bei jeder Art mit einem eigenen Namen zu belegen (f. *alba*). Die vier übrigen Namen beziehen sich auf die Zeichnung und zwar von den ersten Spuren der hellen Flecke im schwarzen Rand der Vorderflügel (*chryseis*, *hyaloides*) bis zu dessen stärkster Ausprägung bei *poliographus*, die sich in verschiedenen Varianten und Namen durch Asien bis nach Japan erstreckt. In Südeuropa und auch in Asien soll *poliographus* auch in orangegelber Kombination vorkommen (f. *chrysohyaloides* VERITY).

Das erste, was in der Tabelle auffällt, ist das starke Überwiegen der weißen ♀♀ in fast allen Lokalitäten, die Schwarzmeerküste (Varna) ausgenommen, wo die zitronengelben ♀♀ doppelt so zahlreich wie die weißen ♀♀ sind, während die ♂♂ mit etwa 15% gelber Übergänge zu *poliographus* fast ausschließlich in gelber Form vorkommen. An die für die Vojvodina (Sonta) geltende, fast ebenso hohe Zahl zitronengelber ♂♂ schließt sich eng der beträchtliche Prozentsatz orangefarbener ♂♂ an: 3/4 der weiblichen Population besteht dort aus weißen Faltern, was in den nördlicheren Populationen der Slowakei und in Mähren bis nach Schlesien dann zur ausschließlichen Regel wird. Bei Lučenec in der Slowakei überwiegen sogar die orangefarbenen ♂♂ – zusammen mit den orangefarbenen *chryseis* machen sie dort mehr als die Hälfte der ♂♂ aus – was die stärkste Konzentration orangefarbener *erate*-♂♂ an einer Lokalität darstellt. An dem nördlichsten bekannten Fundort, Novy Jicin überwiegen wiederum unerwarteterweise die gelben ♂♂, wonach unter den zahlreichen weißen ♀♀ dieser Gegend die heterozygoten Tiere offenbar vorherrschen müssen.

Aus dem Dargestellten geht hervor, daß der Anteil weißer ♀♀ und orangegelber ♂♂ vom Südosten der Balkanhalbinsel her gegen Nordosten auf Kosten der typischen, zitronengelben *erate*-Falter wesentlich zunimmt. Dieser Umstand kann damit in Zusammenhang gebracht werden, daß die weiße Form tiefere Temperaturen besser verträgt als die orangefarbenen Falter. Dies deckt sich mit dem diesbezüglichen experimentellen Nachweis (in

Zuchtversuchen) der Temperaturabhängigkeit beider Formen bei *C. crocea* (HERMAN & LORKOVIĆ, 1963; ROBINSON, 1990). Wenn im kälteren Norden die weißen ♀♀ überwiegen und andererseits die orangefarbenen ♂♂ häufiger werden, bedeutet dies weiterhin, daß die Gene für Orange gegen Kälte widerstandsfähiger sind als die Gene für Zitronengelb, wodurch *erate* mit ihrem Vordringen gegen Nordwesten ihre wichtigste Charakteristik, die zitronengelbe Färbung, verlieren sollte. Dabei bleibt offensichtlich fraglich, ob in zwei Jahren (1988-1990) bzw. in sechs Generationen eine derart rasche Eliminierung der Allele für das Zitronengelb wahrscheinlich sei. Die Ursache für eine so schnelle genetische Änderung könnte in den oben besprochenen ungewöhnlichen Überwinterungsverhältnissen der *erate* liegen, unter denen – bei strengster Selektion – lediglich die den tiefsten Temperaturen angepaßten Genträger dieser südöstlichen *Colias*-Art überleben können.
Das weiteste Vordringen von *erate* in der Vergangenheit wurde im Jahre 1830 bei Fünfkirchen (Pécs) in Südungarn von FREYER vermeldet. Es bleibt zu ermitteln, ob die Einwanderung der letzten zwei bis drei Jahre den Beginn eines anhaltenden Vordringens dieser Art nach Westen andeuten soll. Sollte sich ein solches Vordringen bewahrheiten, wird als nächstes die Frage zu beantworten sein, ob es sich dabei um die Folge einer Klimaveränderung handelt oder ob sich die Anpassungsfähigkeit dieser Art verändert hat oder beides? Jedenfalls scheint die Migration von *C. erate* noch viele ungeklärte Fragen zur Populationsdynamik und zu deren genetischen Grundlagen zu bergen, sowie zu ihrer Klärung beitragen können. Wohl gehört *Colias erate* zu Einheiten, die sich in die herkömmlichen systematischen Kategorien nur schwerlich einordnen lassen, und es wird daher der Schaffung feiner differenzierterer Einheiten bedürfen, um die hier beschriebenen diesbezüglichen Probleme zu bewältigen.

Danksagung: Der Autor bedankt sich bei seinem Neffen RADOVAN LORKOVIĆ für dessen freundliche Hilfe bei der sprachlichen Verbesserung der vorliegenden Arbeit.

**Summary**: The widest known invasion of *Colias erate* into the Pannonian basin during the years 1989 and 1990 – due to the exceptionally mild winters 1988/89 and 1898/90 and the aridity of the summer of 1990 – attained except Vojvodina (N-Serbia) also N-Croatia along the whole 250 km long valley of river Drava from Erdut as far as Varaždin, reaching SE Austria. The controlled breeding of *C. erate* at Zagreb during the autumn and the winter 1989/90 and throughout the year 1990 (continued in Koprovnica) without an interruption of larval development refers probably to a lack of a satisfactory winter diapause (similar as in *C. crocea*) resulting in a precocious term of spring appearance in the second half of March as well as in an unknown aspect of the corresponding butterflies.
The vast polymorphism of *C. erate* depends on three autosomal alleles: for white (W), orange (o) and an entirely recessive one for citron (c) wing colour, all of them being sex-controlled in males. The highly predominant citron specimens in both sexes at the shores of the Black Sea (Varna) become successively replaced by orange males and white females as far as to the northwestern end of the migration, probably owing to a greater resistance of the white and orange specimens.
Despite the fact that a crossing between *C. erate* ♀ x *C. crocea* ♂ is possible only by a semiartificial method of mating this crossing cannot be fully excluded in nature owing to the normal fertility of even the F1-hybrid females, an almost unknown event in interspecific hybridisation.

## Literatur

ALBERTI, B. (1943): Zur Frage der Hybridisation zwischen *Colias erate* ESP., *hyale* L. und *edusa* F. und über die Umgrenzung der 3 Arten. Mitt. münch. Ent. Ges. **33**:606-625.

ALBERTI, B. (1944): Über die v. SILBERNAGELschen *Colias*-Kreuzungen nebst Bemerkungen über die Phylogenie der Gattung *Colias*. – Mitt. Dt. Ent. Ges. **12**:45-64.

ALBERTI, B. (1953): Über *Colias hyale* L. und *C. erate* ESP. – Ent. Zt. **63**:65-67.

FRIEDRICH, E. (1975): Handbuch der Schmetterlingszucht. Europäische Arten. – Kosmos & Franck, Stuttgart.

HELLMANN, W. (1991): *Colias erate* ESP. – auch in Österreich! (Lepidoptera: Pieridae). Zt. Arbeitsgem. Österr. Ent. **43**:50.

HERMAN, C. & Z. LORKOVIĆ (1963): Changes of genetic structure in laboratory populations of *Colias croceus*. – Bull. Sci. Conseil. Acad. SFR Yugosl. **8**:3-4, 87.

HREBLAY, M., JANAKY, J., SIMONYI, S. & Z. BÁLINT (1990): *Colias erate* (ESPER, 1804): espèce nouvelle pour la Hongrie (Lepidopt., Pieridae). – Linneana belg. **8**:13-18.

KRANJČEV, R. (1991): Leptir limunasti poštar (*Colias erate* ESP. 1804) nova vrsta u faunj Podravinei cijele Hrvatske. – Priroda **80**(8):21-23.

LORKOVIĆ, Z. (1932): Zugfalter und Winterschlaf. – Int. Entomol. Zt. Guben **25**:466-471.

LORKOVIĆ, Z. (1986): Enzyme electrophoresis and Interspecific Hybridisation in Pieridae (Lep., Rhopalocera). – J. Res. Lepid. **24**:334-358.

LORKOVIĆ, Z. (1989): Experimental evidence for the specific distinction between *Colias hyale* L. and *C. alfacariensis* RIBBE (Pieridae). – Nota lepid., Suppl. **1**:34-35.

LORKOVIĆ, Z. (1990): The butterflies chromosomes and their application in systematics and phylogeny, p. 332-396. In KUDRNA, O. (ed.): Butterflies of Europe, vol. 2. Aula-Verlag, Wiesbaden.

LORKOVIĆ, Z. & C. HERMAN (1961): The solution of a long outstanding problem in the genetics of dimorphism in *Colias*. – J. Lepidopt. Soc. **15**:43-55.

POPESCU-GORJ, A. (1978): *Colias erate erate* ESP. en Romani. – Linneana belg. **7**:101-116.

ROBINSON R. (1971): Lepidoptera Genetics. – Pergamon Press, Oxford.

SCHAIDER, P. & P. JAKŠIĆ (1989): Die Tagfalter von Jugoslawisch Mazedonien, Diurna (Rhopalocera) und Hesperidae. – Selbstverlag, München.

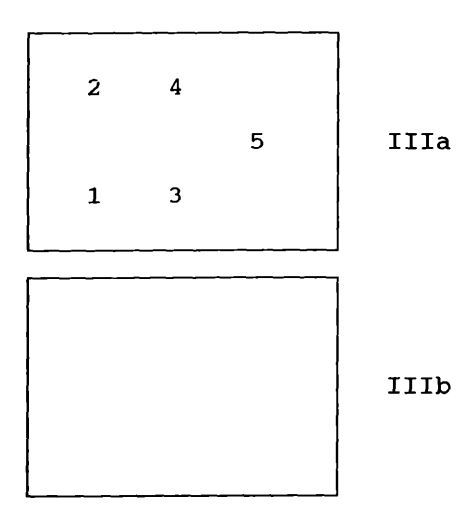
SHIROZU, T. & A. HARA (1962): Early stages of Japanese butterflies in colour. Vol. II,1. Hhome Uehonmachi, Hoikusha, Osaka.

STIOVA, L. (1991): Příspěvek k výskytu žlutáska *Colias erate* ESP. (Lepidoptera, Pieridae) na území ČSFR. – Čes. Slez. Muz. Opava (A) **40**:45-51.

TSCHIKOLOWEZ, W. W. (1991): Verzeichnis der Tagfalter Usbekistans (Lepidoptera, Rhopalocera). – Atalanta **22**:93-116.

WEISS, J. C. (1975): Neuf jours de chasses en Macedonie yougoslave et en Montenegro. – Alexanor **9**:125-131.

Farbtafel IIIa (p. 295): 4 ♂♂ der Frühjahrsgeneration von *C. erate* von Sonta (Vojvodina) 24.III.1990 und 1 ♂ der Sommergeneration vom August 1990.
Farbtafel IIIb (p. 295): Ausschnitt einer Aufnahme der Brut Nr. 1 von *C. erate* von einer weißen Mutter und einem orangefarbenen Vater stammend, mit zwei männlichen und einem weiblichen Phänotypus im Verhältnis 1:1:2 (siehe Text). Nur drei der ♀♀ waren leicht gelblich.




IIIa

IIIb

Anschriften der Verfasser

ZDRAVKO LORKOVIĆ
Kroatische Akademie der
Wissenschaften und Künste
III Cvjetno Naselje 25
YU-410000 Zagreb
Kroatien-Hrvatska

STIPAN SILADJEV
Vojvodjanska 99
YU-25264 Sonta
Vojvodina-Serbien

RADOVAN KRANJČEV
Pavleka Miškine 64
YU-33300 Koprivnica
Kroatien-Hrvatska

Farbtafel III

LORKOVIC, Z.: Die Einwanderung von *Colias erate* (ESPER, 1804) nach Mitteleuropa in den Jahren 1989, 1990, ihre Überwinterung, Polymorphismus und Genetik. – Atalanta **23**(1/2):89-102.

Farbtafel IIIa: 4 ♂♂ der Frühjahrsgeneration von *C. erate* von Sonta (Vojvodina) 24.III. 1990 und 1 ♂ der Sommergeneration vom August 1990.
Farbtafel IIIb: Ausschnitt einer Aufnahme der Brut Nr. 1 von *C. erate* von einer weißen Mutter und einem orangefarbenen Vater stammend, mit zwei männlichen und einem weiblichen Phänotypus im Verhältnis 1:1:2 (siehe Text). Nur drei der ♀♀ waren leicht gelblich.

2 4

5

1 3

IIIa

IIIb

## Farbtafel III

